Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die undulirende Nutation der Internodien.

Ein Beitrag zur Lehre vom Längenwachsthum der Pflanzenstengel.

Von dem c. M. **Julius Wiesner.**

Bei meinen Untersuchungen über Heliotropismus, welche mich etwa seit Jahresfrist beschäftigen, hatte ich mir die Frage vorgelegt, ob vertical aufgerichtete Stengel bei einseitiger Beleuchtung sich mit gleicher Stärke und gleicher Geschwindigkeit dem Lichte zuwenden (beziehungsweise, nämlich bei Vorhandensein von negativem Heliotropismus vom Lichte abwenden), welche Seite des Organs auch immer vom Lichte getroffen werde, oder ob die heliotropische Empfindlichkeit an verschiedenen Seiten eines und desselben Stengelgliedes eine verschiedene sei.

Bei der Prüfung vieler Pflanzen, z. B. bei den Gräsern, fand ich, dass die Internodien eine allseitig gleichmässige Vertheilung der heliotropischen Krümmungsfähigkeit darboten. Allein es ist dies keine allgemeine Regel, geschweige denn ein ausnahmslos geltendes Gesetz. Es gibt Internodien, welche sich bei verticaler Entwicklung mit einer Seite, unter sonst gleichen Verhältnissen, dem Lichte rascher zuwenden, als mit allen übrigen.

Stellt man z. B. einen vertical aufgeschossenen Keimling von *Phaseolus multiflorus* aus dem Dunkeln ins Licht, so wird man bei passender Versuchsanstellung bald finden, dass die von den Cotylen (oder von der nutirenden Spitze) abgewandte Seite des epicotylen Stengelgliedes jene Seite ist, welche — beleuchtet — die heliotropische Krümmung dieser Axe am raschesten herbeiführt, und dass bei Beleuchtung der entgegengesetzten Seite die Hinneigung zum Lichte am spätesten sich einstellt.

Es war nicht schwer, sich davon zu überzeugen, dass diese ungleiche heliotropische Empfindlichkeit an verschiedenen Seiten

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

des Stengelgliedes ihren Grund in einer verschiedenen Wachsthumsfähigkeit habe. Denn bei horizontaler Lage des epicotylen Stengelgliedes richtet sich dasselbe im Dunkeln am raschesten auf, wenn die Hinterseite des Stengelgliedes (nämlich die von den Cotylen abgewendete Seite) zur Oberseite gemacht wird. Auch der Umstand, dass bei möglichst verticaler Stellung derartiger Stengel im Finstern eine Abweichung von der senkrechten Entwicklung sich einstellte, indem stets die den Cotylen zugewendete Seite mehr oder minder deutlich convex wurde, liess schon von vornherein annehmen, dass die ungleiche heliotropische oder geotropische Krümmungsfähigkeit dieser Organe auf ungleicher Wachsthumsfähigkeit beruhe.

Diese Verhältnisse der ungleichen Wachsthumsfähigkeit an verschiedenen Seiten vertical gestellter Internodien genau darzulegen, wird Gegenstand des ersten Abschnittes dieser Abhandlung sein.

Dieselben Internodien, welche eine einseitige Förderung des Längenwachsthums zeigten, boten zumeist noch ein anderes interessantes Wachsthumsphänomen dar. Sie liessen nämlich in einem bestimmten Entwicklungsstadium zwei oder selbst mehrere Maxima des Längenwachsthums erkennen. Nach einiger Zeit verschwindet diese Erscheinung immer mehr und mehr und, in zumeist noch relativ jugendlichen Entwicklungsstadien ist sie gar nicht mehr aufzufinden. Es ist dies, wie weiter unten gezeigt werden wird, offenbar auch der Grund, wesshalb diese Eigenthümlichkeit im Wachsthum mancher Internodien übersehen wurde. Der zweite Theil dieser Abhandlung wird sich mit dem Nachweis der angedeuteten Wachsthumsmaxima beschäftigen.

I. Ungleiches Längenwachsthum an verschiedenen Seiten vertical gestellter Internodien.

1. *Phaseolus multiflorus.* Epicotyles Stengelglied.

a) Heliotropische Versuche.

Lässt man Schminkbohnen im Finstern keimen, so tritt das epicotyle Stengelglied ausnahmslos mehr oder minder stark gekrümmt zwischen den Keimblättern hervor. Die Krümmung ist eine nach unten zu concave. Das Stengelglied zeigt spontane

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Nutation. Licht und Schwerkraft haben, wie bekannt, auf das Zustandekommen derselben keinen Einfluss. Die Ebene der Nutation fällt mit der Berührungsebene der beiden Cotylen zusammen. Eine andere Lage der Nutationsebene habe ich niemals beobachtet, und wenn in späteren Entwicklungsstadien eine andere Lage des nutirenden Stengels häufig bemerkt wird, so lässt sich zeigen, dass diese schon ein geändertes Verhältniss ist, welches durch Licht und Schwerkraft, oder durch einen dieser Factoren hervorgerufen wurde.

Diejenige Seite (der unteren aufrechten Partie) des epicotylen Stengelgliedes, welche nach der nutirenden Spitze hin gewendet ist, also diejenige, welche die Cotylen vor sich hat, will ich die vordere, die entgegengesetzte die hintere nennen. An allen Stengelgliedern mit nutirendem Ende wird man stets eine Vorder- und eine Hinterseite unterscheiden können also auch an hypocotylen Stengelgliedern mit nutirenden Keimblättern, z. B. bei Kresse, Sonnenblume, Klee u. s. w.

Mit Schminkbohnen habe ich zunächst eine Reihe von, den Heliotropismus der epicotylen Stengelglieder betreffenden Untersuchungen angestellt, denen ich einige auf die Methode bezugnehmende Bemerkungen vorhergehen lassen muss.

Um den Factor Licht möglichst in meiner Gewalt zu haben, arbeite ich bei meinen heliotropischen Untersuchungen in der Regel nicht im natürlichen, sondern im künstlichen Lichte. Ein Arbeitsraum des pflanzenphysiologischen Institutes ist für die Versuche über Heliotropismus besonders adaptirt. Ich werde seinerzeit, wenn ich über meine heliotropischen Versuche berichten werde, die Einrichtungen dieses Raumes genau beschreiben. Hier sei nur erwähnt, dass derselbe gegen das Eindringen vom natürlichen Lichte geschützt ist, dass Wände und Boden tief und matt schwarz sind, ferner an allen dort befindlichen Apparaten solche Vorrichtungen angebracht sind, dass selbe während der Versuche so gut wie kein Licht reflectiren können, und dass den Pflanzen das Licht durch Gasflammen geboten wird, welche unter constantem Drucke und in Folge dessen mit constanter Leuchtkraft brennen. Die für die nachfolgend beschriebenen Versuche benützte Flamme hatte eine constante Leuchtkraft von 8 Walrathkerzen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Eine Flamme von der genannten Leuchtkraft ist zur Entstehung des Chlorophylls und zur Hervorbringung von heliotropischen Krümmungen vollkommen geeignet. In einer Entfernung von 1—2 Meter ergrünen darin die Blätter von Schminkbohnen, Erbsen, Mais etc. sehr rasch, und noch in Entfernungen von 2—4 Meter von einer solchen Flamme stellen sich rasch heliotropische Krümmungen ein. Aber noch in viel grösseren Entfernungen von der Flamme erfolgt Ergrünen und heliotropische Krümmung.

40 Centimeter von der Flamme entfernt, wurden vier gleich alte und gleich weit entwickelte Schminkbohnenkeimlinge aufgestellt. Jeder war so weit entwickelt, dass eine horizontale Tangente an die obere Nutationscurve genau mit der oberen Kante der Cotylen zusammenfiel. Ein Keimling wurde mit der Hinterseite, der zweite mit der Vorderseite, der dritte mit der rechten, endlich der vierte mit der linken Flanke senkrecht gegen das Licht gekehrt. Es ist selbstverständlich, dass ich, um die Entfernungen der einzelnen Versuchspflänzchen von der Flamme gleich zu machen, erstere in einem Kreisbogen aufstellen musste, dessen Mittelpunkt die letztere bildete. Die Temperatur betrug an einem 40 Ctm. von der Flamme entfernten, vor Strahlung geschützten Thermometer 18° C., an einem Thermometer mit geschwärzter Kugel 20° C., die relative Feuchtigkeit in der Nähe der Versuchspflänzchen 71 Procent. Die Keimlinge blieben an Ort und Stelle durch 3 Wochen stehen und gediehen. Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse waren innerhalb dieser Zeit nur sehr geringen Schwankungen unterworfen.

Der Kürze halber will ich in der Folge jenen Keimling, dessen zu prüfendes Stengelglied mit der Hinterseite gegen das Licht gestellt ist, mit *H*, jenen, dessen Stengelglied mit der Vorderseite sich zum Lichte wendet, mit *V* bezeichnen. Die Bedeutung von *R* und *L* versteht sich nunmehr von selbst.

Die Keimlinge waren so aufgestellt, dass die Tangente an die Vorderseite eine verticale war. Durch Vergleich der Keimlinge mit einem Senkel konnte die erste Ablenkung von der Verticalen erkannt werden.

Die erste Spur einer Ablenkung wurde an der Pflanze *H* bemerkt, und zwar nach Ablauf von 1·5 Stunden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Nach Ablauf von 4 Stunden zeigte sich auch an den Pflanzen *R* und *L* die erste Spur einer Ablenkung von der Verticalen. *V* blieb unverändert; hingegen zeigte *H* bereits eine Ablenkung von etwa 5°. Die Ablenkung war stets — es ist dies eigentlich selbstverständlich — eine zum Lichte hingehende, da die epicotylen Stengelglieder stets positiv heliotropisch sind.

Nach 24 Stunden hatte sich das epicotyle Stengelglied von *H* zum Lichte in seichtem Bogen gekrümmt. Die Secante des Bogens machte mit der Verticalen einen Winkel von etwa 45°. *V*, dessen epicotyles Stengelglied — wie dies bei *Phaseolus multiflorus* Regel ist, und worüber ich weiter unten eingehender sprechen werde — anfänglich nach vorne schwach convex war, stand vertical, *R* und *L* hatten eine Neigung von 10—15°.

H war nunmehr im Wachsthum stark gefördert; es war um nahezu 2 Ctm. länger geworden. *V* zeigte eine Veränderung von bloss 0·8 Ctm. *R* und *L* verhielten sich unter einander gleich und zeigten im Vergleiche zu *H* und *V* ein intermediäres Verhalten. Die Verlängung ihrer epicotylen Stengelglieder betrug 1·2—1·3 Ctm.

Nach Ablauf weiterer 24 Stunden war der obere Theil des Stengels vom *H* bereits in die Richtung des einfallenden Strahles gestellt. Der Winkel der Secante mit der Verticalen betrug nunmehr etwa 60°. *V* stand noch nahezu vertical; die Neigung nach vorne gegen die Lothlinie betrug etwa 8°. *R* und *L* neigten sich aber bereits um 20—25° nach vorne.

Der weitere Zuwachs von *H* innerhalb der genannten 24 Stunden betrug 3·2 Ctm., der von *V* 1·2, der von *R* und *L* je 1·9—2 Ctm.

Nach abermals 24 Stunden hatte sich *V* im Ganzen um etwa 25° dem Lichte zugewendet. *R* und *L* waren in einer seichten Schraubenlinie bereits nahezu in die Richtung des einfallenden Lichtes mit dem oberen Theile des epicotylen Stengelgliedes gestellt.

Am nächsten Tage standen alle 4 epicotylen Stengelglieder nahezu in der Richtung des einfallenden Lichtes und unterschieden sich nunmehr nur wenig in der Länge. Nach weiteren 2 Tagen waren die Unterschiede in der Länge nur so geringe, dass die Differenzen wohl nur in individuellen Eigenthümlichkeiten ihren Grund haben mochten.

BIBLIOTECA

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Für die Betrachtung der uns hier zunächst interessirenden Eigenthümlichkeiten der ungleichen Wachsthumsfähigkeit der epicotylen Stengelglieder geht aus dieser Versuchsreihe zunächst hervor, dass die Vorderseite der ersten Internodien am stärksten wächst, am langsamsten die Hinterseite, und da die rechten und linken Seiten sich unter einander gleich und im Vergleiche zu Vorder- und Hinterseite intermediär verhalten, darf wohl angenommen werden, dass die Wachsthumsfähigkeit von der Vorderseite zur Hinterseite continuirlich abnimmt. Denn nur so wird es erklärbar, warum die heliotropische Krümmung am frühesten sich einstellt, wenn die Hinterseite beleuchtet wird, dieselbe am spätesten erfolgt, wenn die Vorderseite im Lichte sich befindet. Im ersteren Falle wird nämlich die wachsthumsfähigste Seite dadurch, dass sie im Schatten sich befindet, im Wachsthum gefördert. Im zweiten Falle hingegen wird die wachsthumsfähige Seite durch die Beleuchtung in der Längenentwicklung gehemmt und es gelangt nun die an sich weniger wachsthumsfähige Seite durch die Schattenstellung in günstigere Verhältnisse der Längsstreckung.

Bemerkenswerth ist es, dass die Längenentwicklung des Internodiums von *V* anfänglich im Vergleiche zu jener von *H* zurückbleibt, sich aber später ein relativ rasches Einholen einstellt.

Diese Erscheinung lässt folgende naturgemässe Erklärung zu. Der positive Heliotropismus hat — oberflächlich betrachtet — den Zweck, die lichtbedürftigen Organe dem Licht entgegenzuführen. Bei genauerer Betrachtung stellt es sich hierbei aber heraus, dass die biologische Bedeutung des positiven Heliotropismus beblätterter Stengel für das Blatt eine andere ist als für den Stengel. Während nämlich das Blatt durch die Wendung des ganzen Sprosses in eine zum Lichte mehr minder senkrechte Lage gebracht wird, wird der Stengel in die Richtung der einfallenden Strahlen gestellt, also der Wirkung des Lichtes geradezu entzogen. Beide Zwecke werden durch die Hinneigung der Stengel zum Lichte mit einem Schlage erreicht. Die senkrechte Lage des Blattes zum einfallenden Strahle führt diesem Organe die grösste Lichtmenge und Licht grösster Intensität zu, bedingt also eine möglichst grosse Arbeitsleistung der Strahlung im

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

assimilirenden, athmenden und transspirirenden Blatte; die Parallelstellung der Stengel führt hingegen zu einer Steigerung des Wachsthums desselben. Indem also die epicotylen Stengelglieder der Bohne sich in die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen stellen, steigt ihr Längenwachsthum. So kömmt es also, dass *H*, dessen Stengel sich am raschesten der Lichtquelle zuwendet, den Stengeln von *R* und *L*, besonders aber dem von *V* voraneilt, dass aber ferner mit der Neigung der übrigen Stengelglieder dieselben jenes von *H* nach und nach naheza einholen, und zwar relativ rasch.

Aus den Untersuchungen von H. Müller (Thurgau)[1] wissen wir, dass jedes Stengelglied, indem es heliotropisch aus der verticalen Lage gebracht wurde, nun geotropisch sich aufwärts zu krümmen strebt. Der negative Geotropismus lässt sich, wie Müller gezeigt hat, leicht dadurch aufheben, dass man die Stengel um eine horizontale Axe langsam rotiren lässt. Macht man nun diesen Versuch mit den Keimlingen von *Phaseolus*, indem man sie gegen das Licht in der oben angegebenen Weise orientirt, so erkennt man, dass die Wendung gegen das Licht bei *H* noch früher eintritt, als im vorigen Versuche; und Ähnliches ergibt sich auch bei Rotationsversuchen mit *V*, *R* und *L*. Doch will ich hier auf diese Verhältnisse nicht näher eingehen, da ich in meiner Publication über Heliotropismus bei Besprechung des Zusammenwirkens von positivem Heliotropismus und negativem Geotropismus über meine diesbezüglichen Versuche ausführlich berichten will. Für die hier anzustellenden Betrachtungen haben aber diese Rotationsversuche kein weiteres Interesse.

Wenn man die heliotropischen Versuche bei *Phaseolus multiflorus* mit *H* und *V* anstellt, so zeigt sich eine ausgesprochene Verschiedenheit im Vergleiche zu *R* und *L*. Die Stengel von *H* und *V* krümmen sich nämlich in der Ebene des einfallenden Lichtes. Die Axe des Stengels oder irgend eine Cylinderkante desselben bildet bei der heliotropischen Krümmung eine ebene Curve. Nicht so ist es bei *R* und *L* der Fall. Die Stengel der so orientirten Keimlinge krümmen sich auch dem Lichte zu, die Art der Hinkrümmung zum Lichte ist aber eine complicirtere.

---

[1] Flora 1876, p. 65 *ff.*

Download from The Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Jede Cylinderkante, oder die Axe des Stengels beschreibt eine Raumcurve, welche sich sowohl auf einer horizontalen, als auch auf einer verticalen Zeichenfläche als Curve projicirt. Über die Natur dieser Curve werde ich mich hier nicht näher aussprechen, und es möge hier genügen, wenn ich hervorhebe, dass selbe sichtlich den Eindruck einer Schraubenlinie mit hoher Windung macht, und wenn ich darlege, auf welche Weise diese Krümmung des Stengels zu Stande kommt.

Habe ich z. B. die Orientirung *L* vor mir, und fällt das Licht von meiner linken gegen meine rechte Hand, so stehen die Cotylen mit ihren Längsseiten von mir abgewendet. Die Hinterseite des Stengelgliedes ist zu mir gewendet. Die linke Seite der epicotylen Axe ist beleuchtet, die rechte steht im Schatten. Da nun, wie oben gezeigt wurde, die rechte Seite bezüglich ihres Längenwachsthums sich so verhält wie die linke, so wird bei der Lage des Keimlings, welche wir hier vor Augen haben, die rechte Seite (Schattenseite) stärker wachsen als die linke (Lichtseite), und es wird der Stengel sich zum Lichte, also nach links wenden. Es darf aber nicht ausser Acht gelassen werden, dass die Vorderseite unter gleichen Verhältnissen stärker wächst als die Hinterseite, worüber allerdings erst weiter unten die nöthigen Angaben folgen werden. Da nun die Vorderseite ebenso stark als die Hinterseite beleuchtet ist, so hat der Stengel auch das Bestreben, sich nach rückwärts zu krümmen. Durch diese nach zwei verschiedenen Richtungen gehenden Wirkungen kommt eine Windung des Stengels zu Stande, welche nach links und hinten geht. Die Projection des Stengels auf die horizontale Bodenfläche ist gegen die ursprüngliche Mediane des Keimlings, welche noch durch die Lage der fix im Boden befindlichen Cotylen gegeben ist, concav.

Aus diesem Thatbestande ergibt sich, dass die heliotropischen Krümmungen bei dem epicotylen Stengelgliede von *Phaseolus multiflorus* ganz verschieden ausfallen, je nachdem das Licht die eine oder die andere Seite trifft. Was ist hier jene „reine Form der heliotropischen Krümmung", welche H. Müller[1]

[1] L. c. p. 67 heisst es: „Hieraus (aus der Wachsthumsweise des epicotylen Stengelgliedes) ergibt sich nun, dass wir, um die heliotropische Krümmung in ihrer reinen Form zu haben, die Keimpflanze von *Phaseolus*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

annimmt, und die er zu finden hofft, indem er die um eine horizontale Axe rotirenden Keimlinge der Schminkbohnen senkrecht auf die Nutationsebene beleuchtet? Es ist leicht einzusehen, dass die ungleiche Fähigkeit des Längenwachsthums der Seiten eines Internodiums im Versuche sich nicht ausschliessen lässt, dieselbe in der Organisation des Stengels begründet ist, und immer mitspielt, welche Seite des Organs auch immer beleuchtet sein mag.

Die hier geschilderten Versuche habe ich oftmals wiederholt und fast immer genau bestätigt gefunden. Stets neigte sich das von hinten beleuchtete Stengelglied am raschesten, das entgegengesetzt behandelte am trägsten dem Lichte zu, und die von rechts und links beleuchteten zeigten fast immer ein intermediäres Verhalten. Aber in Bezug auf das Längenwachsthum ergaben sich mehrfache Abweichungen, auch in der Stärke der Neigung gegen die Verticale, die aber wohl nur in individuellen Eigenthümlichkeiten der Keimlinge ihren Grund hatten.

Die heliotropische Krümmungsfähigkeit ist nicht an allen Keimlingen dieselbe. Um nun diesen störenden Einfluss der Individualität der Versuchspflänzchen auszuschliessen, habe ich folgendes Experiment ausgeführt, welches die Richtigkeit meiner schon mitgetheilten Beobachtungen in schlagender Weise bestätigt.

Ein Keimling von *Phaseolus multiflorus*, dessen nutirender Stengeltheil sich gerade über die obere Kante der Cotylen erhoben hatte, wurde vertical gestellt und auf einem Stundenlaufwerk um seine Axe gedreht. Die Lichtquelle blieb constant, die Richtung des einfallenden Lichtes ebenfalls, und die übrigen Versuchsbedingungen waren die gleichen wie im vorigen Versuche. Der Keimling drehte sich von Stunde zu Stunde um seine (vertical aufrechte) Axe und wurde innerhalb dieser Zeit von allen Seiten gleichmässig beleuchtet. Nach 5 Stunden zeigte der Stengel bereits eine deutliche Ablenkung von der Verticalen. Er war nach rückwärts geneigt, etwa um 5—6°. Nach Verlauf

---

so an der rotirenden Axe befestigen müssen, dass die letztere, und somit auch die Richtung der Lichtstrahlen senkrecht auf der Nutationsebene steht. In jedem andern Falle würde sonst die Nutation die heliotropische Krümmung vergrössern, oder aber zum Theile aufheben".

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

von 24 Stunden betrug die Ablenkung bereits etwa 12°, nach 48 Stunden nahezu 25°. Es zeigte sich also zunächst auch in diesem — mehrfach mit dem gleichen Erfolge wiederholten — Versuche, dass das Wachsthum an der Vorderseite stärker als an der Hinterseite ist. Das Wachsthum ging stets langsam von statten, weil die Neigung, welche bei dieser Versuchsanstellung erreicht wird, nur eine geringe ist, und somit die Lichtstrahlen unter grossen, nämlich von 90° nicht viel entfernten Winkeln auf die Stengel treffen.

Einfluss der nutirenden Stengelspitze auf die heliotropischen Krümmungen.

Bei der Versuchspflanze *H* kann die nutirende Spitze des Stengels auf die Beleuchtungsverhältnisse keine Störung ausüben, da sie von der Lichtquelle abgewendet ist. Auch bei *R* und *L* verursacht sie keine Störung; nicht so bei *V*. Hier wirft sie auf den nicht nutirenden Theil des Stengels ihren Schlagschatten. Allein bei sorgfältiger Aufstellung erkennt man bald, dass die Störung, welche durch diese Beschattung hervorgebracht wird, keine grosse sein könne, da nur ein schmaler und bei der angewandten Lage der Flamme gegen die Versuchspflanze nur kleiner Theil der Vorderseite des Stengels im Schatten liegt. Er liegt in der Mitte der Vorderseite; rechts und links von ihm ist die Vorderseite beleuchtet. Das anfänglich auffällig langsame Längenwachsthum der Stengel von *V* zeigt deutlich, dass die Beschattung an der Vorderseite nur einen sehr geringen beschleunigenden Einfluss auf das Längenwachtshum ausüben könne. Um die durch die Beschattung der Vorderseite hervorgerufene Störung zu beseitigen, nahm ich 3 anscheinend gleiche junge Keimlinge, markirte ihre etwa 2 Ctm. hohen epicotylen Stengelglieder in Abständen von 2 zu 2 Mm., schnitt an zweien von ihnen die nutirende Spitze ab, und stellte einen derselben mit der Hinterseite, den anderen mit der Vorderseite zum Lichte. Der unverletzt gebliebene sollte nur dazu dienen, das normale Längenwachsthum im unteren Theile des Internodiums unter den Versuchsbedingungen darzuthun. Mit Rücksicht auf die bekannten Versuche von v. Tieghem, in denen es gelungen war, isolirte Keimtheile zur selbstständigen Entwicklung zu bringen, hoffte ich, dass Längenwachsthum auch

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

noch an den verletzten Stengeln stattfinden würde, und es so möglich sein könnte, die heliotropische Krümmungsfähigkeit an den von den nutirenden Theilen befreiten Stengelabschnitten kennen zu lernen. Obgleich nun, wie der Vergleich mit der unverletzten Versuchspflanze lehrte, die noch im normalen Verbande mit dem Keimlinge stehenden Stengelabschnitte, besonders in ihrem oberen Theile die Fähigkeit des Längenwachsthums hatten, nahm ihre Länge doch gar nicht zu, auch dann nicht, wenn die Schnittflächen verschlossen, oder der Keimling im feuchten Raume unter den günstigsten Wachsthumsbedingungen sich befand. Der Versuch hatte also für unsere Zwecke kein Resultat ergeben. Bei dieser Gelegenheit will ich nur bemerken, dass, wie es wenigstens den Anschein hatte, ein Dickenwachsthum an diesen geköpften epicotylen Stengelgliedern stattfand. Doch habe ich darüber keine genaueren Versuche angestellt.

Einfluss des Alters der Internodien auf deren ungleiche heliotropische Krümmungsfähigkeit.

Nicht nur junge epicotyle Stengelglieder, auch schon ältere 10—15 Ctm. hohe zeigen noch den Unterschied in der ungleichen heliotropischen Krümmungsfähigkeit von Vorder- und Hinterseite. Es hält dieselbe überhaupt so lange an, als noch Längenwachsthum stattfindet. Bei älteren Internodien ist es selbstverständlich nur der obere Theil, welcher die Krümmungen ausführt.

Der Unterschied in der heliotropischen Krümmungsfähigkeit von Vorder- und Hinterseite scheint in der Zeit des stärksten Längenwachsthums am stärksten zu sein. Bei der stark ausgeprägten individuellen Variation der Keimlinge ist es ohne Durchführung sehr ausgedehnter Beobachtungsreihen, die mir nicht zu Gebote stehen, kaum möglich, diesen Satz mit aller Bestimmtheit auszusprechen. Indess lassen die an einem und demselben Individuum angestellten heliotropischen Versuche gleichfalls die Richtigkeit dieses Satzes vermuthen. So fand ich z. B., dass ein vertical gestellter Keimling (*H*), welcher im Laufe der ersten 12 Stunden sich um etwa 1 Ctm. verlängerte, nach Ablauf der ersten 2 Stunden eine Ablenkung von der Verticale erkennen liess. Nachdem derselbe durch 24 Stunden sich im Finstern befand, richtete er sich wieder vertical auf. Nunmehr

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ins Licht gestellt, zeigte er (*H*) schon nach 1 Stunde eine deutliche Ablenkung von der Verticalen. Nunmehr wuchs er aber innerhalb der ersten 12 Stunden — unter Verhältnissen, welche den bei der ersten Versuchsreihe herrschenden völlig gleich waren — um nahezu 2 Ctm. in die Länge.

b) Geotropische Versuche.

Die ungleiche Waehsthumsfähigkeit der Vorder- und Hinterseite der epicotylen Stengelglieder zeigt sich auch sehr auffällig bei geotropischen Versuchen.

Bei einer Temperatur von 18·7—19·5° C., einer relativen Luftfeuchtigkeit von 72—75% und Ausschluss von Licht wurden vier gleich alte und anscheinend völlig gleich entwickelte Keimlinge von *Phaseolus multiflorus* so aufgestellt, dass ihre Axe horizontal zu liegen kam. Bei dem einen (*H*) sah die Hinterseite nach oben, bei dem zweiten (*V*) die Vorderseite, bei dem dritten (*R*) die rechte, bei dem vierten die linke Seite. Schon nach Ablauf von 12 Stunden war der Stengel von *H* völlig vertical aufgerichtet. Bei *V*, wo anfänglich die Oberseite (Vorderseite) des Stengels convex war, zeigte sich nunmehr keine Krümmung, aber eine Erhebung war nicht eingetreten, obwohl freier Raum für die Aufwärtskrümmung ebenso wie bei *H* vorhanden war. *R* und *L* hatten sich um Winkel von 10—15° aufwärts gedreht. Das Längenwachsthum war in allen vier Fällen nahezu das gleiche geblieben. Die Nutation war in allen Fällen die gleiche.

Nach 24 Stunden stand der Stengel von *H* selbstverständlich noch vertical, der von *V* hatte sich um 10° gehoben und war nach oben concav geworden. Die Stengel von *R* und *L* machten mit der Verticalen Winkel von 25—30°. Ein irgendwie auffälliger Unterschied in der Längenentwicklung war nicht zu bemerken.

Während sich die Stengel von *H* und *V* in einer Verticalebene erhoben hatten, so dass jede Cylinderkante des Stengels und ebenso dessen Axe zu einer ebenen Curve wurde, hatten sich die Stengel von *R* und *L* nach aufwärts gedreht. Sie boten ein ähnliches Bild wie die Stengel der Versuchspflanzen *R* und *L* in dem oben beschriebenen heliotropischen Versuche. Auch hier kommt die Krümmung im Raume dadurch zu Stande, dass nicht nur die zur Unterseite gewordene rechte oder linke Seite im

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Vergleiche zur Oberseite verstärkt wächst, sondern auch die natürliche Vorderseite sich stärker entwickelt, als die Hinterseite.

Zahlreiche Versuche, welche ich in der gleichen Weise anstellte, ergaben im allgemeinen gleichsinnige Resultate. Die Individualität der Keimlinge ist zweifellos die Ursache gewesen, wenn in einzelnen Fällen die geotropische Erhebung der Stengel sich etwas später, als in dem früher beschriebenen Versuche einstellte.

Es lässt sich durch einen einfachen Versuch an einer und derselben Pflanze zeigen, dass die Vorderseite stärker, als die Hinterseite wächst. Lässt man nämlich auf einem Stundenlaufwerk einen Keimling so um eine horizontale Axe rotiren, dass abwechselnd seine Vorderseite nach oben und unten zu liegen kommt, wobei jeder Punkt des Stengels in einer Ebene rotirt, welche auf der Berührungsfläche der Cotylen senkrecht steht, und die Keimaxe stets horizontal bleibt, so sieht man, dass der Stengel sich nach rückwärts concav krümmt. In keinem Versuche blieb die Keimaxe gerade oder nahm die entgegengesetzte Krümmung an.

c) Versuche mit aufrechten Stengeln im Finstern.

Bei aufmerksamer Beobachtung lässt sich an epicotylen Stengelgliedern der Schminkbohnen schon direct, nämlich ohne Hervorrufung heliotropischer oder geotropischer Krümmungen die grössere Wachsthumsfähigkeit an der Vorderseite zeigen.

Wachsen die Stengel im Finstern, so wird man zumeist beobachten, dass ausser der Nutationskrümmung noch eine zweite Krümmung am Stengel bemerkbar ist, und zwar eine nach vorn convexe Biegung.[1] Verschiedene Individuen zeigen dieselbe in verschiedenem Grade. Es sind in der Regel die kräftigen Keimlinge, welche sie besonders deutlich erkennen lassen. Dass indess auch die Lage, welche der Same beim Keimen einhielt, auf die Stärke der Krümmung influirt, geht aus dem eben geschilderten geotropischen Versuche zur Genüge hervor.

Die Krümmungsverhältnisse an den epicotylen Stengelgliedern von *Phaseolus multiflorus* lehren, dass in dem unteren

[1] S. auch H. Müller, l. c. p. 67.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Theile des Internodiums die Vorderseite stärker wächst, als die Hinterseite, und im oberen (nutirenden) Theile sich das umgekehrte Verhältniss einstellt. Beide Krümmungen müssen nothwendiger Weise unter einen Gesichtspunkt gebracht werden; sie sind der Ausdruck des ungleichen Längenwachsthums verschiedener Seiten des Internodiums. Ich schlage für die Erscheinung den Namen undulirende Nutation vor, welcher Ausdruck namentlich passend gewählt erscheinen dürfte, mit Rücksicht auf weiter unten zu erwähnende Fälle, wo innerhalb eines Internodiums der an der Schminkbohne vorkommende Wechsel des verstärkten Längenwachsthums an der Hinter- und Vorderseite sich mehrmals wiederholt.

Das epicotyle Stengelglied der Schminkbohnen liefert uns den einfachsten Fall der undulirenden Nutation dar. Es sind hier bloss zwei entgegengesetzte Krümmungen zu unterscheiden, welche durch eine Indifferenzzone von einander getrennt sind. Wie weiter unten folgende Beobachtungen lehren werden, ist die Indifferenzzone nicht fix, sondern steigt im Stengelgliede auf, indem mit dem Längenwachsthum jedes Abschnittes das verstärkte Wachsthum von der Hinterseite auf die Vorderseite übergeht.

2. *Phaseolus vulgaris. Ph. multiflorus.* Hypocotyles Stengelglied.

Versuche, welche ich mit Keimlingen der gemeinen Bohne anstellte, haben in Betreff der heliotropischen und geotropischen Krümmungsfähigkeit verschiedener Seiten des hypocotylen Stengelgliedes zu denselben Resultaten geführt, welche ich beim Studium des epicotylen Stengelgliedes der Schminkbohne erhielt. Hier wie dort liegen einfache Fälle undulirender Nutation der Stengelglieder vor; die an der gemeinen Bohne auftretenden Verhältnisse sind aber lehrreich für das Verständniss der Wachsthumsverhältnisse des hypocotylen Stengelgliedes der Schminkbohne. Letzteres ist nur schwach entwickelt, nämlich relativ kurz, und in Folge dessen die Keimlinge dieser Pflanze nicht geeignet, um das Verhalten des Längenwachsthums an Vorder- und Hinterseite hypocotyler Axen kennen zu lernen. Durch den Vergleich mit *Phaseolus vulgaris* ergibt sich aber, dass das hypocotyle

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Stengelglied von *Ph. multiflorus* ebenso wie des von *Ph. r.* (unterer Theil desselben) an der Vorderseite stärker wächst, als an der Hinterseite.

Folgende Beobachtungen bekräftigen dies.

Ich liess Schminkbohnen in verschiedener Lage, in den Boden zur Hälfte eingesenkt, keimen. Einige Samen lagen mit der Berührungsfläche der Cotylen horizontal (1), andere mit dieser Fläche vertical, und dann entweder mit der Austrittsstelle der Wurzel nach oben (2), oder nach unten gewendet (3); in den beiden letzten Fällen war die Längsaxe der Samen vertical. In allen diesen Fällen treten Wurzel und hypocotyles Stengelglied in der Ebene der Berührungsfläche der Cotylen aus den Samen hervor. Im Falle 1 lag die hypocotyle Axe horizontal, während die Wurzel bereits die Tendenz zur Abwärtskrümmung deutlich zeigte; im Falle 2 und 3 aber vertical. 2 und 3 unterscheiden sich aber dadurch auffallend von einander, dass im ersten Falle Wurzel und hypocotyles Stengelglied nach aufwärts, im letzten Falle aber die hypocotyle Axe nach abwärts wuchs,[1] die Wurzel aber sich bald nach abwärts entwickelte. Aus diesen Beobachtungen folgt zunächst, dass die hypocotyle Axe von *Phaseolus multiflorus* nutirt, und zwar in derselben Ebene, in welcher das epicotyle Stengelglied seine undulirende Nutation ausführt. Die Nutation des hypocotylen Stengelgliedes setzt die des unteren Theiles des epicotylen gleichsinnig fort, was auch schon im reifen Samen angedeutet ist. So wie am unteren Theile der epicotylen Axe ist auch an der hypocotylen eine nach aussen hin convexe Krümmung wahrzunehmen.

Wurzel und hypocotyle Axe treten an horizontal gelegten Samen in mehr oder minder spitzem Winkel aus dem Samen hervor. Später vergrössert sich der Winkel, und es stellt sich in dieser und auch in jeder anderen Lage die hypocotyle Axe in die Richtung der epicotylen, woraus hervorgeht, dass die

[1] Ich kann desshalb wenigstens für die Schminkbohnen — mit anderen Pflanzen habe ich keine diesbezüglichen Beobachtungen gemacht — der Ansicht von Gottlieb Haberlandt (Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze, Wien 1877, p. 23) der zufolge die hypocotyle Axe anfänglich positiv geotropisch ist, nicht beistimmen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

erstere, gleich dem unteren Theile der letzteren an der Vorderseite stärker, als an der Hinterseite wächst.

3. *Vicia Faba.* Epicotyles Stengelglied.

Zwei gleiche Keimlinge, deren epicotyle Axen etwa 1·5 Ctm. hoch waren und im Winkel von 90° nutirten, wurden aus dem Finstern ins Gaslicht gestellt. Leuchtkraft der Flamme wie in den früheren Versuchsreihen. Entfernung der Versuchspflanzen von der Flamme 20 Ctm. Temperatur = 21·2° C. Temperatur am geschwärzten Thermometer = 24·6° C. Relative Luftfeuchtigkeit = 70%.

Die epicotylen Axen waren bis auf die kurzen nutirenden Spitzen fast genau vertical.

Anderthalb Stunden nach Einleitung des Versuches war an der Pflanze *H* schon die erste Spur einer Vorwärtsneigung des aufrechten Theiles des epicotylen Internodiums zu bemerken, während *V* noch genau die Anfangsstellung einhielt.

Vier Stunden nach Beginn des Versuches war *H* schon sehr deutlich nach vorwärts geneigt, während bei *V* aber erst der Beginn einer Ablenkung von der Verticalen zu beobachten war.

Ein anderer Versuch wurde mit drei Pflanzen *H*, *V* und *R* gemacht. Höhe der epicotylen Axen = 1·9 Ctm. Leuchtkraft der Flamme wie oben, Entfernung der Keimlinge von der Lichtquelle 1 Meter. Temperatur 17·2° C. Temperatur am geschwärzten Thermometer 17·3° C. Relative Feuchtigkeit = 73%.

Nach 2·5 Stunden begann die Abweichung von der Verticalen bei *H*; bei *V* erst nach 5·75 Stunden, in welcher Zeit *R* noch vertical stand. Erst nach 24 Stunden zeigte sich der Beginn einer Neigung bei *R*, nachdem *H* schon stark, *V* deutlich gegen die Lichtquelle geneigt war.

Bei geotropischen Versuchen ergab sich die schnellste Aufwärtskrümmung, wenn bei horizontaler Lage der Axe die Hinterseite nach oben zu liegen kam. Die Aufwärtskrümmung der entgegengesetzt gestellten Stengel stellte sich viel später ein. Die mit den rechten oder linken Seiten nach oben gestellten Axen ergaben wohl stets das Resultat, dass ihre negativ geotropische Aufwärtskrümmung später erfolgte, als bei *H*; allein die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

individuellen Eigenthümlichkeiten der Keimlinge verwischten die Ergebnisse so, dass sich mit Sicherheit nicht entnehmen liess, ob das Wachsthum an der Hinterseite oder an den beiden Flanken am geringsten ist. Nach dem oben angeführten heliotropischen Versuch hat es den Anschein, als läge das Minimum der Wachsthumsfähigkeit an den Seiten.

Die Rotationsversuche, welche zum Zwecke der Ausfindigmachung der Seite der stärksten heliotropischen, beziehungsweise geotropischen Krümmungsfähigkeit unternommen wurden, hatten ein deutliches, aber nicht so eclatantes Resultat als die entsprechenden Versuche mit *Phaseolus* ergeben; offenbar ist die Differenz in der Wachsthumsfähigkeit von Vorder- und Hinterseite bei *Vicia Faba* geringer als bei *Ph. multiflorus*.

Lässt man *Vicia Faba* im Dunkeln bei aufrechter Stellung der epicotylen Axe wachsen, so stellt sich fast immer eine schwache Krümmung ein, indem die Vorderseite convex, die Hinterseite concav wird.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, dass auch bei *Vicia Faba* das epicotyle Stengelglied undulirende Nutation zu erkennen gibt, in dem auch hier in jedem Moment des Wachsthums eine Indifferenzzone erkennbar ist, über welcher die Wachsthumsfähigkeit an der Hinterseite stärker ist, als an der Vorderseite, und unter welcher gerade das Umgekehrte sich einstellt.

4. *Soja hispida.* Hypocotyles Stengelglied.

Die starken Cotylen werfen auf die hypocotylen Stengelglieder so grosse Schatten, dass sich hier nur unter einer bestimmten Massnahme die undulirende Nutation in unzweideutiger Weise constatiren lässt. Die obere Nutation (am Stengeltheile unmittelbar vor den Cotyledonen) ist eine so weitgehende dass sie nicht selten 270° und mehr beträgt, während sie bei *Faba* häufig nur 90°, bei *Phaseol. multifl.* gewöhnlich 180° ausmacht.

Wählt man nun je zwei gleich ausgebildete Keimlinge der *Soja*, bei welchen durch weit vorgeschrittene Nutation die Vorderseite des Stengels möglichst frei liegt, so kann man mit solchen Versuchspflanzen zu ganz befriedigenden Resultaten kommen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Eine der Pflanzen erhielt die Orientirung *H*, die andere die Orientirung *V*. Beide wurden 1 Meter weit von der Flamme aufgestellt. Beleuchtungs- und Temperaturverhältnisse wie in den Versuchen mit *Vicia Faba*. Nach 24 Stunden war *H* stark (etwa um 15—20°) nach vorwärts geneigt, während *V* eine kaum noch deutlich erkennbare Vorwärtskrümmung zeigte. Nach 3 Tagen war *H* etwa um 45°, *V* um 30° vorwärts geneigt. Schliesslich stellten sich die hypocotylen Stengel beider in die Richtung des einfallenden Strahles.

Auch bei geotropischen Versuchen zeigte sich die Vorderseite wachsthumsfähiger als die Hinterseite, und auch beim Wachsthum aufrechter Stengel im Finstern gibt sich unterhalb des nutirenden Theiles eine nach vorn convexe Krümmung zu erkennen. Es ist somit nicht zu bezweifeln, dass auch hier undulirende Nutation vorkommt.

5. ***Helianthus annus.*** Hypocotyles Stengelglied.

Junge, anderthalb Centimeter hohe Keimlinge, bei welchen die Nutation im obersten Theile des Stengels 270° betrug, bei denen also die Cotylen horizontal standen, wurden aus dem Finstern ins Licht gebracht. Einige der Versuchspflänzchen wurden mit der Hinterseite, andere mit der Vorderseite gegen das Licht gestellt und unter Versuchsbedingungen gebracht, welche mit denen der letzten Versuchsreihe übereinstimmten.

Nach dreistündiger Einwirkung des Lichtes zeigte sich bei *H* im obersten Drittel eine nach vorn gerichtete Krümmung, und in Folge dessen eine Hinneigung zum Lichte. Bei *V* war noch keine Änderung bemerklich.

Am zweiten Tage war bei *H* etwa die Hälfte des Stengels nach vorne gekrümmt. Die Nutationsschlinge begann sich aufzulösen. *V* zeigte eine Spur einer Vorwärtsneigung zum Lichte.

Am dritten Tage waren alle Versuchspflanzen deutlich nach vorne geneigt, die Nutationsschlingen so weit aufgelöst, dass die Cotylen wieder nickten.

Die Differenz im Wachsthum der Vorder- und Hinterseite ist, wenn man von der nutirenden Spitze absieht, nur gering; dennoch zeigen die Rotationsversuche die Seite der stärksten Wachsthumsfähigkeit deutlich genug.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Aus den Beobachtungen geht hervor, dass auch an den hypocotylen Stengelgliedern von *Helianthus annus* undulirende Nutation vorkommt.

Dieselben Verhältnisse der undulirenden Nutation habe ich mehr oder minder deutlich ausgeprägt noch beobachtet an den hypocotylen Stengelgliedern von Klee *(Trifolium pratense)*, Rettig und Kresse, ferner an den höheren Stengelgliedern der Schminkbohne. Zweifellos kommt diese Wachsthumserscheinung häufig vor. Indess nicht an allen Stengelgliedern mit nutirender Spitze scheint sie aufzutreten, wie einige am Schlusse dieser Abhandlung mitzutheilende Beobachtungen annehmen lassen.

6. *Pisum sativum.*

Zahlreiche Keimlinge der Erbse wurden im Dunkeln aufgezogen. Die Temperatur des Versuchsraumes betrug 14·2 bis 15·9° C. Die relative Feuchtigkeit 71—76%. Die epicotylen Stengelglieder erhoben sich anfänglich mit mehr oder weniger starker convexer Vorwärtskrümmung in die Höhe, krümmten sich dann aber bald abwärts und wuchsen in einer wenig von der Wagrechten abweichenden Richtung wellenförmig fort, also mit abwechselnd concaven und convexen Krümmungen. Das Stengelende der epicotylen Axe und der folgenden Internodien nutirte. Die Nutationsebene wich in der Regel von einer Verticalebene nur wenig ab, und in jener Ebene liegen in der Regel auch die genannten convexen und concaven Krümmungen. Die Zahl der Bögen innerhalb der einzelnen Stengelglieder ist zumeist grösser als zwei, oft beträgt sie vier, fünf, aber auch noch mehr. Es wiederholt sich hier jene Erscheinung, welche ich bei der Cultur der Erbse in schwachem diffusem Lichte oft bemerkt habe. Die Stengel wachsen der Lichtquelle entgegen und ihre Internodien sind wellenförmig nach aufwärts und abwärts gekrümmt. Als ich diese Erscheinung zum ersten Male wahrnahm, war ich geneigt, sie als durch Licht und Schwerkraft bedingt anzusehen. Ich meinte, dass während des Tages die Stengel dem Lichte zustreben, während der Nacht sich eine geotropische Wirkung bemerklich mache, nämlich eine schwache Aufwärtskrümmung, welcher am folgenden Tage wieder eine Ablenkung der Wachs-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

thumsrichtung nach dem Lichte hin folge. Allein schon der Umstand, dass die Zahl der Wellen stets eine kleinere war als der Wachsthumsdauer des Internodiums, in Tagen ausgedrückt, entsprach, liess vermuthen, dass die Sache sich anders verhielte. Die wellenförmige Ausbildung der Internodien der im Finstern gezogenen Keimlinge hat gezeigt, dass die Hin- und Herkrümmungen ebenso spontane sind, wie z. B. die Nutationen bei *Phaseolus*.

Wenn vertical emporgeschossene Keimlinge von *Pisum sativum* so horizontal aufgestellt werden, dass einzelne (*H*) mit der Rückseite, andere (*V*) mit der Vorderseite nach oben gewendet sind, so verhalten sich dieselben anfänglich so wie in gleicher Weise aufgestellte *Phaseolus*-Keimlinge. *H* krümmt nämlich sein epicotyles Stengelglied rascher aufwärts als *V*. Ersteres erhob sich in 24 Stunden so weit, dass es mit der Horizontalen bereits einen Winkel von 45° bildete. Es war nach unten deutlich convex geworden. Nach einem weiteren Tage bildete die Sehne des gekrümmten Stengelgliedes mit der Wagrechten bereits einen Winkel von 60°. Tags darauf war das obere Drittel des Stengels schon vertical, der untere Theil, welcher jetzt nur mehr sehr langsam wuchs, hatte sich um etwa 10° erhoben und blieb in dieser Stellung. Das vertical gewordene, mit nutirendem Ende versehene obere Drittel krümmte sich aber nach hinten und wuchs nun in nahezu horizontaler Richtung wellenförmig weiter. Das epicotyle Stengelglied von *V* blieb in seinem untersten Theile fast horizontal (erhob sich etwa bloss um 5°), der übrige Theil hatte sich schwach erhoben, etwa um 15°, wobei die Hinterseite convex wurde. So stand es, vierundzwanzig Stunden nach Beginn des Versuches. Tags darauf hatte sich der mittlere Theil des Stengelgliedes um weitere 10° erhoben, der oberste Theil machte aber mit der Verticalen einen kleinen Winkel, da derselbe sich schwach nach abwärts gekrümmt hatte. Am folgenden Tage hatte der mittlere Theil sich noch etwas weiter erhoben, der oberste, mit nutirender Spitze versehene Theil aber horizontal gestellt. Nunmehr bot der Keimling *V* ähnliche Krümmungsverhältnisse wie der gleich alte Keimling *H*, nur die Lage derselben war eine verschiedene: zum Beweise, dass ihre Krümmungen spontane sind, welche durch die Gravitation nur bis zu einem gewissen Grade modificirt werden können. Wie *H* wuchs auch *V*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

in Wellenzügen horizontal weiter. Es krümmt sich aber dessen Axe nicht, wie dies bei *H* der Fall war, zurück, sondern entwickelte sich wagrecht weiter, nachdem das obere, mit nutirender Spitze versehene Ende zum ersten Male in die horizontale Lage gebracht wurde. Das Gemeinsame beider Fälle ist leicht aufzufinden: in beiden Fällen war bei horizontaler Lage die Hinterseite des epicotylen Stengelgliedes die untere geworden. Zwingt man durch Beleuchtung die Stengel zu einer entgegengesetzten Orientirung, so stellen sich andere Krümmungen ein. Die Nutationsebene wird geneigt, und die Wellen nehmen unregelmässig wechselnde Lagen ein.

Dass die bisher geschilderten Krümmungen der Stengelglieder der Erbse spontane sind, und offenbar in dieselbe Kategorie gehören, wie die oben bei *Phaseolus* etc. geschilderten, und die ich desshalb als durch undulirende Nutation hervorgerufen ansehe, geht auch daraus hervor, dass bei constanter Beleuchtung (im Gaslichte) die Wellenkrümmungen ebenfalls eintreten. Es tritt dies aber nur insolange ein, als die Intensität des Lichtes eine bestimmte Grenze nicht überschreitet, wie folgende, wie ich glaube, sehr interessante Versuchsreihe lehrte.

Drei gleich alte Keimlinge der Erbse, deren epicotyle Stengelglieder eine Höhe von 1·5 Ctm. erreicht hatten, wurden in's Gaslicht gestellt. Zum Versuche diente eine Gasflamme, deren Helligkeit oben genauer präcisirt wurde. Keimling *a* wurde 10 Ctm. von der Flamme entfernt aufgestellt, *b* 40 Ctm., *c* 150 Ctm. weit. In der Entfernung 10 Ctm. von der Flamme betrug die Temperatur am vor Strahlung geschützten Thermometer 22·2° C., am Thermometer mit geschwärzter Kugel 38·5° C. In der Entfernung = 40 Ctm. wurde die Temperatur 17·2° C. und 20·4° C., in der Entfernung 150 Ctm. die Temperatur 19·2° C. und 19·3° C. beobachtet. Die relative Luftfeuchtigkeit betrug bei *a* 79%, bei *b* 73%, bei *c* 73%. Alle Pflänzchen waren mit der Hinterseite gegen das Licht gekehrt.

Das epicotyle Stengelglied von *a* hatte in den ersten drei Tagen kaum merklich an Länge gewonnen. Die Zunahme betrug etwa 2 Mm. Innerhalb dieser Zeit krümmte sich das obere, noch stärker wachsthumsfähige Ende sammt der nutirenden Spitze nach vorwärts, die nutirende Spitze stellte sich vertical. Innerhalb

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

eines Zeitraums von 15 Tagen, während welcher Zeit die Pflanze constanter Beleuchtung und Erwärmung ausgesetzt war, hatten sich bloss zwei neue Stengelglieder ausgebildet, von denen das ältere 12, das jüngere 4 Mm. Länge hatte. Der zum Licht gekrümmte Theil des epicotylen Stengelgliedes erreichte innerhalb dieser Zeit eine Länge von 8 Mm. Die Blätter (Seitenblättchen und Nebenblätter) hatten eine Länge von 3—6 Mm., waren frisch und intensiv grün. Das Wachsthum war also in dieser Lichtintensität ein ausserordentlich geringes. In 18 Tagen wuchs der Stengel dieses Pflänzchens bloss um 24 Mm.; also per Tag bloss um 1·3 Mm. in die Länge. Die beiden neugebildeten Stengelglieder zeigten keinerlei spontane Krümmung, nur an der Stengelspitze fand sich noch eine Andeutung der Nutation, indem dieselbe noch nicht, wie die beiden Stengelglieder, in die Richtung des einfallenden Lichtes gebracht war.

Die Pflanze *b* hatte innerhalb dieser 18 Tage 8 Stengelglieder entwickelt von folgenden Längen. Epicotyles: 3·6; zweites: 1·9; drittes: 2·7; viertes: 3·5; fünftes: 4·7; sechstes: 6·6; siebentes: 5·4; achtes (mit nutirender Spitze): 1·9 Ctm. Also gesammte Länge des Stengels circa 30 Ctm. Der mittlere Stengelzuwachs betrug per Tag 16·6 Mm. Die durchschnittliche tägliche Längenzunahme war eine nahezu dreizehn Mal grössere, als im vorigen Falle. Blatt 1 (von unten an gerechnet), ebenso 2 waren bloss schuppig ausgebildet, es fehlten nämlich die Mittelblätter; alle übrigen Blätter hatten grosse bis 8 Mm. lange Nebenblätter, je 2 Fiederblättchen mit einer Länge bis 14 Mm. und einen gemeinschaftlichen Blattstiel, welcher (inclusive der sehr schön ausgebildeten Ranke) bis 3 Ctm. mass. Alle Blättchen waren intensiv grün gefärbt. Die ganze Pflanze hatte ein völlig normales Aussehen. Gleichzeitig (December — Jänner, Temp. 14—18°C.) im diffusen Lichte gezogene Exemplare hatten annähernd dieselbe Länge, aber viel kleinere Blätter, allen fehlten die Ranken, oder es waren dieselben ganz rudimentär ausgebildet. Bei der Entwicklung dieser Pflanze *b* krümmte sich das obere (wachsende) Ende des epicotylen Stengelgliedes dem Lichte zu und alsbald entwickelten sich sämmtliche Internodien in der Richtung des einfallenden Lichtes. Das epicotyle und das nächstfolgende Stengelglied war in deutlicher undulirender Nutation

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

begriffen, am ersteren waren 4, am letzteren bloss 3 Wellenkrümmungen wahrzunehmen. An den nächstfolgenden erschien die undulirende Nutation nur mehr leise angedeutet und konnte nur durch den Vergleich mit Exemplaren, welche im Finstern oder in sehr schwachem Lichte sich entwickelten, entdeckt werden. An den letzten drei Internodien war, abgesehen von dem am Ende des Sprosses stehenden, welches eine stark nutirende Spitze hatte, so gut wie keine Wellenkrümmung mehr zu erkennen. Es ist nun höchst merkwürdig, dass bei der Intensität des Lichtes, welchem die Versuchspflänzchen *a* und *b* ausgesetzt waren, die den nutirenden Stengeln gewöhnlich innewohnende Krümmungsfähigkeit unterdrückt wurde, während bei der Pflanze *c*, wie sich gleich herausstellen wird, die Wellenzüge der Stengelglieder wieder sehr deutlich zum Vorschein kamen. Auf die Erklärung dieser Erscheinung komme ich noch weiter unten zurück. Die Pflanze *b* war auch insoferne einer völlig normal sich entwickelnden gleich, als auch bei ihr die Internodien sich wie bei vielen anderen Pflanzen (*Vicia*, *Lathyrus*, *Rosa*, *Berberis*, *Corylus*, *Betula* etc.) in der Weise zu einem winkelig hin- und hergebogenen Monopodium anreihten, dass jedes Blatt, welches ein Internodium abgrenzt, am Scheitel des betreffenden Winkels liegt. Auch auf diese Erscheinung komme ich weiter unten noch zurück.

In Betreff der Versuchsbedingungen, unter welchen die Pflanze *b* stand, möchte ich noch darauf aufmerksam machen, dass dieselbe von der Lichtquelle in dem Maasse entfernt wurde, als die Stengelglieder sich streckten, um die stark wachsenden Zonen nicht allzusehr der Lichtquelle zu nähern. Am Schlusse des Versuches war das Ende des letzten Internodiums nur mehr 30 Ctm. von der Lichtquelle entfernt, wuchs also in einem Lichte grösserer Intensität, als anfänglich die ersten Stengelglieder. Dies ist auch zweifellos der Grund, wesshalb die drei jüngsten Internodien keine undulirende Nutation mehr zeigten, während an den älteren dieselbe noch bemerklich war. Die Deutlichkeit dieser Krümmungen an den ältesten Stengelgliedern, namentlich an dem epicotylen Stengelgliede, hat ihren Grund wohl darin, dass selbe im höheren Grade als die übrigen zur undulirenden Nutation geneigt sind.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Pflanze *c* hatte innerhalb der Versuchszeit 8 Internodien ausgebildet mit folgenden Längen. Epicotyles Stengelglied: 3·2; zweites : 2·7; drittes : 3·6; viertes : 3·3; fünftes : 3·6; sechstes : 4·8; siebentes : 1·2; achtes (mit nutirender Spitze): 3·7 Ctm. Die Gesammtlänge des Stengels betrug somit : 30·1. Die Blätter waren alle lebhaft grün gefärbt, aber klein. Die Blättchen erreichten eine Länge von höchstens 5—7 Mm., was auch den Maximallängen der gemeinschaftlichen Blattstiele entsprach. Die Ranken waren nur an den drei obersten Blättern erkennbar ausgebildet und erreichten bloss eine Länge von 1—3 Mm., waren also auch hier, wie an den oben genannten im (schwachen) diffusen Lichte zur Entwicklung gelangten rudimentär geblieben. Das obere Ende des epicotylen Stengelgliedes hatte sich gegen die Lichtquelle gekrümmt, und alle übrigen Stengelglieder wuchsen, soweit es das eigene Gewicht der Sprosse zuliess, gegen die Gasflamme hin, schliesslich eine nur wenig nach abwärts geneigte, fast horizontale Lage einnehmend. Alle Internodien waren deutlich wellenförmig gekrümmt. Die Krümmungen fielen mit der Nutationsebene, welche gleichzeitig die Insertionsebene der Blätter ist, zusammen. Auch hier war diese Ebene eine verticale. Auch bei diesem Versuche wurde die Pflanze mit fortschreitender Längenentwicklung derart zurückgeschoben, um die stärker wachsenden Partien, welche durch ihre Entfaltung der Lichtquelle sich genähert hatten, soviel wie möglich unter die ursprünglichen Beleuchtungsverhältnisse des Versuches zu bringen. Dennoch stand schliesslich das letzte Internodium um etwa 15 Ctm. der Lichtquelle näher, als im Beginne des Experimentes der Keimling stand. Die Folge davon war, dass in den jüngsten Stengelgliedern die undulirende Nutation eine relativ schwächere war, als in den älteren. Die spontane winkelige Hin- und Herkrümmung der Internodien, welche die Pflanze *b* gleich einer völlig normalen Erbsenpflanze darbot, war an unserem Versuchsobjecte nicht zu bemerken.

Ich habe zahlreiche andere Erbsenpflänzchen unter den verschiedensten äusseren Bedingungen in ihrer Entwicklung beobachtet, und habe stets die Tendenz der Internodien zu undulirender Nutation constatirt. Im Finstern und bei ungenügender Beleuchtung trat sie stets klar hervor; im Übrigen desto un-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

deutlicher, je mehr die Pflanze in Folge günstiger Beleuchtungsverhältnisse sich ihrer normalen Entfaltung näherte.

Die Wellenkrümmung erfolgte stets in der Ebene der Nutation des Endes des jüngsten Stengelgliedes, welche, so viel ich gesehen, stets mit der Insertionsebene der (nach $^1/_2$ angeordneten) Blätter zusammenfällt. Fast regelmässig war diese Ebene eine verticale. War die Ebene eine geneigte geworden, so liess sich stets die Tendenz, die Krümmungen in einer Verticalebene zu vollziehen, erkennen.

7. *Vicia sativa. Ervum Lens.*

Auch an diesen beiden Pflanzen habe ich undulirende Nutation angetroffen. Im Finstern und bei ungenügender Beleuchtung aufgezogene Individuen belegen dies in häufig noch eclatanterer Weise als die Erbse. Namentlich an Wickenpflänzchen tritt sie mit grosser Schärfe hervor. Nach eingehender Untersuchung wird man selbst an dem im Lichte gezogenen Exemplare die Wellenform der Internodien erkennen, und ebenso die Tendenz, diese Krümmungen in der Ebene der Nutation des Zweigendes, oder was auch hier dasselbe ist, in der Insertionsebene der Blätter zu vollziehen. Bei diesen beiden Pflanzen tritt häufig der Fall ein, dass sich die Nutationsebene des Zweigendes horizontal stellt, in welchem Falle dann auch die undulirende Nutation des ganzen Sprosses in dieser Ebene erfolgt.

II. Längenzunahme von Internodien, welche in undulirender Nutation begriffen sind.

Ein genaues Studium des Längenwachsthums von Stengelgliedern, welche sich in undulirender Nutation befinden, hat gezeigt, dass selbe anfänglich andere Verhältnisse des Längenwachsthums darbieten, als Stengelglieder, welche allseitig gleichmässig in die Länge wachsen.

Wenn in undulirender Nutation befindlich gewesene Stengelglieder sich gerade zu strecken beginnen, so verwischt sich das anfänglich herrschende Wachsthumsgesetz, und nach erfolgter Geradestreckung wachsen solche Stengelglieder so weiter wie nicht nutirende. Es ist somit leicht einzusehen, dass, wenn das Wachsthumsgesetz eines anfänglich mit Nutation behafteten Stengelgliedes in einer Zeit studirt wird, in welcher das

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Stengelglied schon fast gerade gestreckt ist und nun mehr allseitig gleichmässig in die Länge wächst, die Periode des Wachsthums, welche das Stengelglied früher beherrscht, übersehen werden muss. So hat es sich auch ereignet. Beispielsweise hat Sachs[1] das Längenwachsthum des epicotylen Stengelgliedes von *Phaseolus multiflorus* auf die Gesetzmässigkeit des Längenwachsthums geprüft, und seine Messungen an einem Individuum angestellt, bei welchem die epicotyle Axe bereits eine Länge von 4·2 Ctm. hatte. Ob an dem grossen Stengelglied noch Nutation herrschte, ist aus der Beschreibung des Versuches nicht ersichtlich, doch lässt sich nach einer die Methode der Untersuchung betreffenden Stelle der Sachs'schen Arbeit[2] annehmen, dass der Autor absichtlich ein Pflänzchen zum Versuche auswählte, welches — anscheinend — keine Nutation mehr zeigte. Ob nun in diesem Falle noch undulirende Nutation vorhanden war, liess sich aus der mitgetheilten Versuchsreihe nicht mehr mit Sicherheit entnehmen; jedenfalls aber war der Keimling zu alt, als dass an demselben jenes Wachsthumsgesetz, welches nutirende Stengelglieder in ihren ersten Entwicklungsepochen beherrscht, hätte constatirt werden können.

1. Versuche mit dem epicotylen Stengelgliede von *Phaseolus multiflorus*.

Ein Keimling, bei welchem die Länge des betreffenden Stengelgliedes, die nutirende Spitze mit eingerechnet, 1·8 Ctm. betrug, wurde an der rechten Seite mit Tuschmarken, welche in Abständen von 2 zu 2 Mm. angebracht waren, versehen. Der Keimling kam hierauf in einen finstern Raum, woselbst eine nahezu constante Temperatur von etwa 15° C. herrschte. Innerhalb der Versuchszeit schwankte die Temperatur um kaum mehr als 1·5° C. Die relative Luftfeuchtigkeit betrug nach den beobachteten psychrometrischen Differenzen im Mittel 74%, und schwankte bloss zwischen 72 und 75%. Nach Ablauf von je 24 Stunden wurden die Entfernungen der Marken gemessen, wobei natürlich mit aller Sorgfalt vorgegangen wurde, um einerseits möglich genaue Maasse zu bekommen, andererseits den Keimling nicht zu verletzen. Die Messung geschah allerdings

[1] Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg. Bd. I, p. 99 ff.

[2] L. c. p. 122.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

mittelst Zirkel, allein die Zirkelspitzen wurden auf die Marken nicht angelegt, sondern bloss durch Visiren die Entfernung derselben bestimmt, was bei einiger Übung recht gut gelingt.

In der nachfolgenden Tabelle folgen die Maasse von links nach rechts, wie sie an dem Stengelglied in der Reihenfolge von unten nach oben ermittelt wurden. Die fettgedruckten Ziffern geben die jeweiligen Maxima der Zuwachse an. Die Querstriche bedeuten einen Stillstand im Wachsthum des betreffenden Stengelabschnittes. Die unterstrichenen Zahlen zeigen jene Abschnitte des Stengels an, welche noch nutiren. Reicht der Strich nicht bis an die Ziffer heran, so zeigt dies an, dass nur ein Theil des links von dem Strichende gelegenen bezifferten Stengelabschnittes noch an der Nutation Antheil nahm. Die Ziffern geben die Abstände der Marken in Millimeter an.

2·0	2·0	2·0	2·0	2·0	2·0	2·0	2·0	2·0
2·1	2·3	2·8	**3·5**	3·2	3·0	2·8	2·5	**3·0**
2·2	2·5	3·1	3·9	**4·0**	3·5	3·2	3·0	**3·5**
2·2	2·9	3·4	5·2	**5·5**	5·1	4·0	3·6	**4·1**
2·3	3·0	4·2	5·4	5·9	**7·1**	5·5	4·4	**4·5**
—	3·1	4·3	5·5	6·8	8·2	**9·1**	6·1	5·2
—	—	4·4	5·7	6·9	8·3	**10·2**	7·2	6·5
—	—	—	5·8	6·9	8·4	10·4	**10·4**	9·8
—	—	—	—	7·0	8·6	11·1	12·5	**17·5**
—	—	—	—	—	8·7	11·2	12·7	**18·5**
—	—	—	—	—	—	—	12·8	**19·0**
—	—	—	—	—	—	—	—	19·1

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, dass, solange die Stengelspitze nutirt, innerhalb der nutirenden Strecke ein Maximum des Zuwachses liegt; ein zweites Maximum liegt in dem unteren Theile des Stengelgliedes.

Ein Maximum des Zuwachses liegt also im unteren, ein zweites im oberen Bogen des in undulirender Nutation befindlichen Stengelgliedes.

Mit dem Verschwinden der Nutation (nämlich der Nutation des Stengelendes) rückt das Maximum des Zuwachses immer mehr gegen die Spitze des Internodiums, wie dies von Sachs für das epicotyle Stengelglied der Schminkbohne aufgefunden wurde.

Es wird dies besonders deutlich hervortreten, wenn ich die von Sachs gefundenen Zahlen für die endlichen Zuwachse der

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Querscheiben des Stengels den von mir erhaltenen Werthen gegenüber stelle.

Werthe nach Sachs:[1]

3·8, 3·8, 4·1, 4·4, 4·8, 5·8, 8·3, 13·9, 23·7, 45·0, 63·2.

Werthe der obigen Tabelle:

2·3, 3·1, 4·4, 5·8, 7·0, 8·7, 12·8, 19·1 . . . . .

Die obige Tabelle zeigt ferner, indem sie die Strecken angibt, innerhalb welcher die Nutation des Zweigendes stattfindet, das Emporrücken der Indifferenzzone.

Ein nächster Versuch wurde mit zwei gleich entwickelten Keimlingen der Schminkbohne ausgeführt, welche im Gaslichte unter Versuchsbedingungen standen, wie selbe oben (p. 4) geschildert wurden. Ein Keimling (*H*) wurde mit der Hinterseite, ein zweiter (*V*) mit der Vorderseite dem Lichte zugewendet. Bei *H* war die nutirende Spitze im Schatten, entwickelte sich also relativ begünstigt, bei *V* stand das nutirende Stengelende im Lichte; es war mithin die Entwicklung desselben verhältnissmässig verzögert.

Die Markirung des Stengelgliedes erfolgte in Abständen von 3 zu 3 Mm. Die Messung wurde bei Gaslicht, nämlich am Orte des Versuches, vorgenommen, wo es unthunlich war, die Ablesung anders als schätzungsweise in ganzen Millimetern vorzunehmen. Reihenfolge der Werthe und Bezeichnungen hier und in der Folge wie in der vorangegangenen Tabelle. Auch hier und in den später mitzutheilenden Versuchen erfolgte die Markirung seitlich, um die durch das stärkere Wachsthum an der convexen Seite, beziehungsweise die durch das schwächere Wachsthum an der concaven Seite, möglichen Fehler zu vermeiden.

H.

3	3	3	3	3	3	3	3
—	—	4	5	4	3	3	4
—	—	5	6	8	7	4	6
			7	9	11	8	9
					12	14	13
						16	18

Das Stengelglied wächst noch weiter.

V.

3	3	3	3	3	3	3	3
—	—	—	4	4	3	3	4
				5	7	4	5
				6	9	6	8
						10	11
						12	15

Das Stengelglied wächst noch weiter.

[1] Vergl. l. c. p. 128. Aus den von Sachs ermittelten Zuwachsen für die Zwecke des Vergleichs gerechnet.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

2. Versuch mit dem epicotylen Stengelgliede von *Vicia Faba.*

Der Keimling entwickelte sich im Finstern unter den p. 16 angegebenen Versuchsbedingungen. Die untere Nutationskrümmung war im Beginne des Versuches gar nicht direct zu constatiren; es schien, als stünde dieser Theil des Stengels völlig gerade. Nach und nach steigerte sich die Krümmung bis zu einem Bogen von 15 Ctm. Radius. Das Stengelende nutirte im Beginne des Versuches im Bogen von etwa 90°.

2·0	2·0	2·0	2·0	2·0	2·0	2·0	2·0	2·0	2·0	2·0	2·0	2·0
—	—	—	—	2·1	2·2	**2·3**	2·1	2·0	2·0	2·0	2·0	**2·1**
—	—	—	—	—	2·2	2·8	**3·2**	3·0	2·0	2·0	2·0	**2·8**
—	—	—	—	—	2·3	2·9	3·5	**3·6**	2·8	2·2	2·4	**3·0**
—	—	—	—	—	—	—	3·6	3·6	**3·8**	3·7	2·9	**3·2**
—	—	—	—	—	—	—	—	3·7	3·9	**4·2**	4·0	3·4
—	—	—	—	—	—	—	—	—	4·0	**5·1**	**6·0**	4·1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5·6	**8·6**	6·5
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5·8	**8·9**	6·8
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6·0	9·1	**9·3**
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9·2	**10·5**
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	**11·0**

Das Stengelglied wuchs nicht mehr weiter.

3. Versuche mit dem epicotylen Stengelgliede von *Soja hispida.*

Der Keimling stand im Finstern unter den oben (p. 16.) angegebenen Versuchsbedingungen.

1·5	1·5	1·5	1·5	1·5	1·5	1·5	1·5	1·5	1·5	1·5	1·5
—	1·6	1·9	**2·8**	2·3	2·1	1·7	1·5	1·5	1·5	1·5	1·5
—	—	2·0	3·8	**5·8**	4·5	1·7	1·5	1·5	1·5	**1·6**	1·5
—	—	2·5	4·0	**6·0**	5·1	2·6	2·0	2·4	**2·8**	2·7	2·5
—	—	2·6	4·1	6·1	**6·5**	4·9	3·0	2·7	2·9	**3·2**	2·8
—	—	—	—	6·2	7·1	**7·6**	5·2	3·2	3·4	**3·5**	3·2
—	—	—	—	—	7·4	**8·2**	6·8	4·9	3·9	**4·9**	4·6
—	—	—	—	—	—	8·3	**9·2**	7·4	5·9	5·2	5·4
—	—	—	—	—	—	—	10·0	**10·4**	6·2	5·8	5·8

Das Längenwachsthum des Stengelgliedes war noch nicht beendet.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

4. Versuche mit *Pisum satirum*. Epicotyles Stengelglied.

Dasselbe zeigt jene Form der undulirenden Nutation, wie *Phaseolus*, *Faba* und *Soja*, nämlich zwei entgegengesetzte Krümmungen, eine Abwärtskrümmung im oberen und eine concave Vorwärtskrümmung im unteren Theile des Stengelgliedes. Entwicklung im Finstern. Temperatur 16·1—18·2° C. Relative Feuchtigkeit 71—77%.

1·0	1·0	1·0	1·0	1·0	1·0	1·0	1·0	1·0	1·0
1	1·2	1·8	1·8	2·0	**2·1**	1·6	1·6	1·7	**2·0**
—	1·3	1·8	2·6	**2·9**	**2·9**	2·0	2·1	2·2	**2·5**
—	1·4	1·9	2·6	2·9	3·2	**4·5**	4·1	2·2	**2·6**
					3·3	6·5	**10·0**	4·5	3·0
						6·8	10·8	5·1	3·5

Das Wachsthum des Stengelgliedes dauerte fort.

Einige andere Messungsversuche an epicotylen Stengelgliedern der Erbse, bei welchen mehr als zwei Krümmungen zu constatiren waren, ergaben andere Resultate. Es schien, als wären so viele Maxima des Längenwachsthums vorhanden, als Krümmungen an dem Stengelgliede zu constatiren waren, doch liess sich dies bei der Unvollkommenheit der Methode nicht einmal mit annähernder Genauigkeit ermitteln, weshalb ich es unterlasse, die gewonnenen Zahlen mitzutheilen.

Immerhin haben die Versuche trotz ihrer Mangelhaftigkeit, doch mit Sicherheit das eine Resultat ergeben, dass bei undulirender Nutation und Anwesenheit von zwei entgegengesetzten Krümmungen, anfänglich, nämlich in der Zeit, in welcher der obere Theil des Stengelgliedes noch nutirt, ein Maximum des Längenwachsthums im unteren, ein zweites im oberen (entgegengesetzt gekrümmten) Bogen des Internodiums zu liegen kommt, dass dann das erstere Maximum verschwindet und nunmehr in jedem folgenden Zeitabschnitte nur mehr ein Maximum des Längenwachsthums erscheint, d. h. bloss ein Querabschnitt der Axe existirt, in welcher die Längenzunahme ein Maximum ist.

Die allmälige Zunahme des Längenwachsthums bis zu einem Maximum, und die hierauf folgende continuirliche Abnahme in

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der Längenzunahme jedes einzelnen Stengelabschnittes, also deren grosse Periode (Sachs), tritt in obiger Tabelle nicht mit jener Klarheit hervor, wie an Stengelgliedern, welche keine Nutation zeigen, wenigstens nicht in jener Zeit, in welcher noch zwei Maxima das Längenwachsthum des ganzen Stengelgliedes beherrschen. Welche Abweichungen hier statthaben, lässt sich bei der Unvollkommenheit der Methode nicht erweisen, um so weniger, als dieselben gerade in einer Zeit eintreten, in welcher das Längenwachsthum noch ein relativ geringes ist, und in Folge dessen Messungsfehler leichter begangen werden können als später, wo das Längenwachsthum ein bedeutendes ist.

III. Zusammenfassung der Resultate und allgemeine Betrachtungen.

Die mitgetheilten Versuche lassen folgende Verallgemeinerung zu:

1. Die heliotropische Krümmungsfähigkeit an Stengelgliedern mit nutirendem Ende (epicotyle Stengelglieder der Schminkbohne, Pferdebohne, Erbse etc.; hypocotyle Internodien der Bohne (*Phas. vulg.*), der Sonnenblume etc.; höhere, mit nutirender Spitze versehene Internodien der Schminkbohne etc.) ist in dem aufstrebenden Theile an der Hinterseite grösser als an der Vorderseite. Es zeigt sich die ungleiche heliotropische Krümmungsfähigkeit am deutlichsten, wenn Versuchspflanzen mit vertical aufgestelltem nutirendem Stengelgliede, um ihre (verticale) Axe langsam gedreht werden, und das Licht (Gasflamme von constanter Leuchtkraft) stets in einer und derselben Richtung einfällt. Es krümmt sich hierbei die Hinterseite concav nach rückwärts.

2. An derartigen Stengelgliedern ist auch die geotropische Krümmungsfähigkeit eine ungleiche. Werden die Stengelglieder zweier gleicher Versuchspflanzen horizontal gestellt, und an einer die Hinterseite, an der anderen die Vorderseite des Internodiums nach oben gerichtet, so erhebt sich die erstere stets viel rascher geotropisch als die letztere. Lässt man ein Pflänzchen mit nutirendem Stengelgliede horizontal gestellt, so um eine horizontale Axe rotiren, dass abwechselnd Vorderseite und Hinterseite

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nach oben zu liegen kommen, so krümmt sich das Stengelglied concav nach rückwärts.

3. Diese Beobachtungen über die ungleiche heliotropische und geotropische Krümmungsfähigkeit, und der Umstand, dass derartige Stengelglieder, wenn sie unter günstigen Vegetationsbedingungen im Finstern vertical aufgestellt sind, sich convex nach vorne richten, lehren, dass Internodien mit nutirender Spitze, im unteren (aufrechten) Theile an der Vorderseite stärker wachsthumsfähig sind (nämlich fähig sind, stärker in die Länge zu wachsen), als an der Hinterseite.

4. Desshalb wachsen, von rückwärts beleuchtete Stengelglieder mit nutirender Spitze, rascher in die Länge als solche, bei welchen das Licht auf die Vorderseite trifft. Wenn aber die letzteren durch die concave Hinkrümmung zum Lichte in die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen gekommen sind, so holen sie die ersteren im Längenwachsthum relativ rasch ein. Es geht hieraus, wie aus zahlreichen anderen Beobachtungen hervor, dass der positive Heliotropismus dazu dient, die Blätter in eine möglichst senkrechte Lage zum Lichte zu stellen, hingegen die Stengelglieder so zu richten, dass sie möglichst in die Richtung des einfallenden Lichtes gelangen. Dadurch werden sie der Wirkung des Lichtes entzogen, was begünstigend auf das Längenwachsthum der Stengelglieder wirkt. Offenbar ist aber der Grad, bis zu welchem sich das Blatt dem Lichte gegenüberstellt und der Stengel dem Einfluss des Lichtes entzieht, höchst verschieden, je nach den äusseren Vegetationsbedingungen (in erster Linie je nach dem Beleuchtungsgrade) und den Organisationsverhältnissen der Pflanze.

5. An Stengelgliedern mit nutirender Spitze wächst im oberen (nutirenden) Theile die Hinterseite stärker als die Vorderseite, wodurch die Nutation zu Stande kömmt, im unteren Theile aber die Vorderseite stärker als die Hinterseite. Zwischen diesen Theilen des Internodiums, welche in Bezug auf das Längenwachsthum der Vorder- und Hinterseite sich entgegengesetzt verhalten, liegt eine Zone, in welcher das Wachsthum an Vorder- und Hinterseite sich das Gleichgewicht halten, die Indifferenzzone.

6. Die Indifferenzzone steigt im Stengelgliede in dem Maasse empor, in dem der Stengel am oberen Ende in die Länge wächst.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Demzufolge wächst an den genannten Stengelgliedern in einer bestimmten Epoche die Hinterseite stärker, als die Vorderseite; später stellt sich ein Gleichgewichtszustand im Längenwachsthum der Vorder- und Hinterseite ein, worauf ein dem zuerst eingetretenen Wachsthumsverhältnisse entgegengesetztes eintritt.

7. Versteht man unter Nutation eine von äusseren Kräften unabhängig zu Stande gekommene Krümmungserscheinung eines Pflanzentheiles, so nutirt an den in Rede stehenden Stengelgliedern nicht nur der über der Indifferenzzone gelegene, sondern auch der unterhalb derselben gelegene Stengeltheil.

Die gesammte Nutationskrümmung erfolgt in einer und derselben Ebene. Ich habe diese Art der selbstständigen Krümmung von Pflanzenstengeln als undulirende Nutation bezeichnet. In einfachster Form zeigt sich diese Wachsthumserscheinung an den epicotylen Stengelgliedern der Schminkbohne. Bei der Erbse, Wicke und Linse treten, beim Wachsthum im Finstern oder bei unzureichender Beleuchtung, innerhalb eines Internodiums häufig mehrere Indifferenzzonen auf, also auch mehr als zwei Krümmungsbögen innerhalb eines Stengelgliedes, welche sich in den aufeinander folgenden Internodien fortsetzen, wodurch der Stengel solcher Pflanzen wellenförmig hin- und hergekrümmt erscheint. Ich habe diese Form der undulirenden Nutation bis jetzt nur an Pflanzen mit $^1/_2$ Stellung der Blätter beobachtet. In allen diesen Fällen erfolgte die gesammte Nutation in einer und derselben Ebene.

8. Beleuchtet man in undulirender Nutation befindliche Stengelglieder an der Vorder- oder Hinterseite, so krümmen sich die Stengel in der Ebene des einfallenden Lichtes demselben zu. Erfolgt aber die Beleuchtung auf der rechten oder linken Seite, so krümmen sich, weil nunmehr Vorder- und Hinterseite gleichmässig beleuchtet sind, erstere aber stärker als letztere wächst, diese Internodien schraubig dem Lichte zu.

Ebenso erfolgt eine schraubige Emporkrümmung, wenn die Stengelglieder, horizontal liegend, mit der rechten oder linken Seite nach oben gewendet sind, während, wenn sie mit der Vorder- oder Hinterseite nach dem Zenith sehen, sich ihre Aufwärtskrümmung in einer Verticalebene vollzieht.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

10. In undulirender Nutation befindliche Stengelglieder scheinen in jeder Epoche ihres Wachsthums so viele Maxima der Längenentwicklung zu haben, als Krümmungsbögen im Internodium vorhanden sind. Es konnte dies mit Sicherheit für jene Internodien festgestellt werden, bei welcher zwei Krümmungsbögen vorhanden waren. Für andere, welche mehr als zwei Krümmungsbögen aufweisen, liess sich dies bis jetzt nicht mit Sicherheit ermitteln. Die genannten Maxima sind von der durch die Krümmungen selbst (geometrisch) zustandekommenden Längenzunahme unabhängig.

Die mehrfachen Maxima finden sich nur in den ersten Entwicklungsepochen der in undulirender Nutation befindlichen Internodien. Sie werden bald undeutlich, und es erscheint dann alsbald in aller Reinheit die grosse Periode (Sachs) in der Längenentwicklung des betreffenden Stengelgliedes.

Es hat bekanntlich zuerst Sachs diejenigen Krümmungserscheinungen an Pflanzenstengeln, welche unabhängig von äusseren Einflüssen (Licht, Schwerkraft, Feuchtigkeit) zu Stande kommen, von den heliotropischen, geotropischen und hydrotropischen scharf unterschieden und mit dem in der Wissenschaft nunmehr allgemein gebräuchlichen Namen Nutation (spontane Nutation) belegt.[1]

Ausser der gewöhnlichen spontanen Nutation, dem Überhängen der Spitze gewisser wachsender Stengelglieder, wobei die Krümmung in der Mediane erfolgt, unterscheidet er noch die an windenden Organen vorkommende revolutive Nutation, bei welcher das stärkste Längenwachsthum in einer Linie am Stengel erfolgt, welche die Axe desselben in einer Schraubenlinie umläuft.

Einige Andeutungen über die hier als undulirende Nutation beschriebene Erscheinung des Längenwachsthums hat der genannte Forscher ebenfalls gegeben. An einer Stelle seines

---

[1] S. Sachs, Lehrbuch. 3. Aufl., p. 757.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Lehrbuches[1] macht Sachs auf die Nutation der Dicotylenkeimlinge aufmerksam und hebt weiter hervor, dass diese Krümmungen später ausgeglichen werden, wenn die Pflanze im hellen Lichte „oder noch besser im langsam rotirenden Recipienten" sich befindet, dass aber, wenn das Wachsthum im schwachen Lichte erfolgt, der anfangs concave Theil des Internodiums eine convexe Krümmung annimmt.

Auch H. Müller[2] berührt die schwache convexe Krümmung am epicotylen Stengelgliede der Schminkbohne, welche sich unterhalb der nutirenden Knospe oft nachweisen lässt, und gibt an, dass die „reine", nämlich von dem specifischen Wachsthum des Stengels unabhängige heliotropische Krümmung der mit nutirender Spitze versehenen Internodien nur erhalten werden kann, wenn man die Keimlinge bei einseitiger Beleuchtung so um eine horizontale Axe dreht, dass die Drehungsaxe und die Richtung der Lichtstrahlen senkrecht auf der Nutationsebene stehen. Da die Vorderseite des Internodiums in diesem Versuche derselben Beleuchtung ausgesetzt ist, wie die Hinterseite, so muss das specifische Wachsthum an der ersteren zur Geltung kommen. Der Grad der heliotropischen Krümmung bei in undulirender Nutation begriffenen Axen wechselt naturgemäss mit der Richtung des einfallenden Lichtes. Was H. Müller an den Stengeln in seinem Versuche gesehen, liesse sich eher als die mittlere heliotropische Krümmung ansehen.

Sachs[3] scheint zu der Annahme hinzuneigen, dass die Keimstengel aller Dicotylen zuerst an der Hinterseite, dann an der Vorderseite stärker wachsen. Dieser Annahme zufolge würden alle Keimlinge der Dicotylen undulirende Nutation zeigen. Meine Wahrnehmungen reichen nicht so weit, um mich hierüber genauer aussprechen zu können. Indess möchte ich doch nicht Bedenken tragen, anzunehmen, dass auch einfache Nutation an den Pflanzenstengeln vorkömmt. An den hypocotylen Stengelgliedern von *Phaseolus multiflorus*, welche in der Knospe eine Richtung zeigen, die sich als Tangente an den unteren Theil des epico-

[1] L. c. p. 759.
[2] L. c. p. 67.
[3] L. c. p. 759.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

tylen Stengelgliedes darstellt, welche Richtung sich auch anfänglich an den Keimlingen erkennen lässt, ist nichts anderes als ein stärkeres Wachsthum an der Vorderseite bemerklich. Ein Wechsel in der Wachsthumsgeschwindigkeit an Vorder- und Hinterseite ist von mir nicht beobachtet worden. Stellt man den Samen so zum Keimen hin, dass die Tangente an den Stengel vertical, die Knospe nach oben, die Wurzel nach unten zu liegen kömmt, so streckt sich die ganze Axe gerade. Es kömmt dies dadurch zu Stande, dass im unteren Theile des epicotylen und im ganzen hypocotylen Stengelgliede die Vorderseite stärker als die Hinterseite wächst. Auch an anderen nutirenden Stengelgliedern von Keimlingen, wie *Abies excelsa, Linum usitatissimum* konnte ich keinen Wechsel im Längenwachsthum der Vorder- und Hinterseite bemerken. Die nickenden Cotylen erhoben sich, und als das Gleichgewicht im Längenwachsthum von Vorder- und Hinterseite erreicht war, kehrte sich das anfängliche Verhältniss nicht wieder um.

Es dürfte sich somit empfehlen, folgende Formen der (spontanen) Nutation zu unterscheiden:

1. einfache Nutation (hypocotyle Stengelglieder von *Phaseolus multiflorus, Abies excelsa. Linum, Alsine, Silene* etc.)
2. undulirende Nutation [1] (epicotyles Stengelglied von *Phaseolus* etc.)
3. revolutive Nutation (Windende Pflanzen.)

Doch scheinen noch manche andere spontane Nutationsformen zu existiren. Auf eine derselben will ich hier aufmerksam machen.

Winkelige Anordnungen der auf einander folgenden Internodien an monopodialen Sprossen sind nicht selten. Sehr schön sind dieselben an Vicien, z. B. *Vicia cracca, sepium* ausgebildet. Ferner deutlich an Sprossen von *Berberis vulgaris, Betula alba, Alnus glutinosa*, Seitentriebe der *Rosa canina* etc. An verticalen Trieben der Rose, an Eiche u. v. a. ist diese Erscheinung nur undeutlich wahrzunehmen.

[1] Die undulirende Nutation beginnt und schliesst immer mit einfacher Nutation.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Hier bilden die auf einander folgenden Internodien in einer Ebene oder im Raume liegende Zickzacklinien, je nachdem die Blätter nach $^1/_2$ oder nach höheren Divergenzen angeordnet sind. An den Scheiteln der durch die Stengelglieder gebildeten Winkel stehen die Blätter. Die Seiten der Internodien, welche dem Blatte zugewendet sind, bilden den grösseren (einspringenden), die Seiten, welche vom Blatte abgewendet sind, den kleineren Winkel.

An jüngeren Sprossen und Sprosstheilen ist diese Zickzackanordnung der Internodien stets deutlicher als an älteren ausgebildet. Mit der stärkeren Streckung der Stengelglieder streckt sich der ganze Spross mehr oder minder gerade. Dass die Schwerkraft die so ausgebildeten Sprossse beeinflusst, sieht man, wenn man schief gestellte Sprosse mit vertical stehenden vergleicht. Bei letzteren nähert sich die winkelige Anordnung der Internodien mehr einer Geraden als bei ersteren. Diese winkelige Anordnung der Internodien kommt offenbar dadurch zu Stande, dass das Wachsthum des Sprosses an der Stelle, wo das Blatt sich befindet, stärker ist, als an der entgegengesetzten, wesshalb das über dem Blatte stehende Internodium sich vom Blatte wegkrümmt — dass diese Winkelbildung mit der Entwicklung des Blattes im Zusammenhange steht, geht auch daraus hervor, dass an vollkommen etiolirten, oder in Folge ungenügender Beleuchtung halb etiolirten Stengeln diese Anordnung der Internodien nicht vorkömmt, wie eine oben (p. 24) mitgetheilte, mit der Erbse angestellte Versuchsreihe lehrte.

Diese Form der Nutation unterscheidet sich von den drei übrigen Formen wesentlich dadurch, dass sie nicht continuirlich im ganzen Internodium (undulirende und revolutive Nutation, einfache Nutation zum Theil) oder in einzelnen Strecken desselben abläuft (einfache Nutation zum Theil), sondern nur an den Stellen des Stengels auftritt, an denen die Blätter sich befinden. Vielleicht wäre der Ausdruck „unterbrochene Nutation“ für dieses Wachsthumverhältniss einstweilen nicht unpassend.

Während nun bei dieser unterbrochenen Nutation die Ursache ihres Zustandekommens kaum zweifelhaft ist, lässt sich

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

über die Organisationseigenthümlichkeiten, welche zur Hervorbringung der übrigen Formen der Nutation — es ist selbstverständlich hier stets nur von spontanen Nutationen die Rede — nichts Bestimmtes aussagen. Zum mindesten treten im Baue der betreffenden Organe keine auffälligen Unterschiede hervor. Die aufrechten Theile der epicotylen Stengelglieder von *Phaseolus multiflorus* boten mir allerdings in einzelnen Fällen eine deutlicher hervortretende anatomische Bilateralität dar, insoferne, als ich beobachtete, dass die Gefässbündel an der schwächer wachsenden Hinterseite stärker ausgebildet sind, als an der Vorderseite, und das der Hinterseite angehörige Markstück stärkereicher war als das der Vorderseite. Es sind aber die bis jetzt von mir angestellten diesbezüglichen Versuche nicht so weit gediehen, um hierüber mit Sicherheit etwas aussagen zu können. Es liegt auf der Hand, dass, wenn die angeführten Beobachtungen sich völlig bestätigen würden, wohl die ungleiche Ausbildungsweise des Gefässbündels zur Erklärung des ungleichen Wachsthums herangezogen werden könnte, während der Stärkereichthum an der Hinterseite selbst nur als ein Ausdruck der Bilateralität des Sprosses anzusehen wäre, der eben nur lehren würde, dass der Verbrauch der Stärke an der stärker wachsenden Vorderseite ein grösserer ist, als an der Hinterseite.

In Betreff der biologischen Bedeutung der undulirenden Nutation möchte ich nur Folgendes kurz berühren. Bei einseitiger Beleuchtung ist jenes Individuum, welches seine nutirende Knospe vom Lichte abwendet, offenbar im Nachtheil, weil die ganze nutirende Spitze nur wenig heliotropisch und geotropisch ist, sich also nur schwer zum Lichte wenden kann oder aufzurichten vermag. Die Zukehrung der nutirenden Spitze zur Lichtquelle wird aber dadurch wesentlich gefördert, dass die Hinterseite sehr stark heliotropisch krümmungsfähig ist. Ich habe durchwegs gefunden, dass alle Individuen, welche mit ihrer Hinterseite sich dem Lichte zuwenden, sich nicht minder üppig, ja — aus oben dargelegten Gründen — in den ersten Entwicklungsepochen sogar rascher als die entwickeln, welche die Vorderseite dem Lichte zukehren.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Beachtenswerth ist die oben angeführte Erscheinung, dass Erbsen, Wicken, Bohnen, welche im Finstern oder in ungenügend hellem Lichte gehalten werden, in auffälligster Weise undulirende Nutation darbieten, während in ausreichend hellem Lichte zur Entwicklung gebrachte Individuen dieser Pflanzen ausser der Nutation der Spitze des letzten Internodiums, nichts oder nur eine Spur von Wellenkrümmungen der Stengel zeigen.

Der Grund hiefür möchte wohl darin zu finden sein, dass das Licht durch relative Hemmung des Längenwachsthums des Grundgewebes die Differenzen im abwechselnd stärkeren und schwächeren Wachsthum der Vorder- und Hinterseite ausgleicht. Aber auch die geringere Dehnbarkeit der im ausreichend hellen Lichte entwickelten Oberhaut und die bei dieser Beleuchtung begünstigte Holzbildung im Gefässbündel mögen bei Verhinderung der Wellenkrümmungen mitwirken.

Ob die biologische Bedeutung dieser im Finstern oder bei ungenügender Beleuchtung sich vollziehenden wellenförmigen Ausbildung der Stengelglieder darin besteht, in ersterem Falle der Pflanze ein Mittel zu bieten, das Licht aufzusuchen, im letzteren Falle die Stengel, welche, wenn sie einfach dem Lichte folgten, durch Parallelstellung zu dessen Strahlen seinem Einflusse sich gänzlich entzögen, in günstige Lage zum Lichte zu bringen, möchte ich nur als Vermuthung aussprechen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Nachträgliche Anmerkung.

Bei den ausgedehnten Versuchen über Heliotropismus, welche ich ausführe, kommt mir täglich eine grosse Zahl von theils unter günstigen, theils unter ungünstigen Vegetationsbedingungen befindlichen Keimlingen unter die Augen. Ich beobachtete hierbei, dass an schwächlichen Individuen solche Pflanzen, deren Internodien sonst undulirende Nutation zeigen, die letztere oft nicht erkennbar ist. Solche Internodien erscheinen vom Beginne bis zum Schlusse des Wachsthums einfach nutirend. Weiter beobachtete ich, dass an besonders kräftig sich entwickelnden — gewöhnlich einfach nutirenden — Internodien sich mehr oder minder deutliche undulirende Nutation einstellt. Auch fand ich, dass, wenn Samen von Lein mit dem Wurzelende nach abwärts in den Boden gesteckt werden, die sich entwickelten Keimstengel gar keine Nutation erkennen lassen. Es ist dies meines Wissens das erste Beispiel eines gar keine Nutation zeigenden Dicotylenkeimlings.